

酚类物质对东北山樱生长及呼吸关键酶的影响

吕德国¹, 李志霞^{1,2}, 秦嗣军^{1,*}, 马怀宇¹

(¹沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 110866; ²中国农业科学院果树研究所, 辽宁兴城 125100)

摘 要: 以东北山樱 (*Cerasus sachalinensis* Kom.) 幼苗为试验材料, 研究了根施酚类物质对羟基苯甲酸和香豆素对其生长和呼吸关键酶的影响。结果表明, 低浓度的香豆素显著促进东北山樱幼苗生长, 提高幼苗光系统 II (PS II) 最大光化学效率、呼吸底物含量、中间产物丙酮酸含量和苹果酸脱氢酶 (MDH) 活性, 不影响糖酵解途径 (EMP) 和磷酸戊糖途径 (PPP) 关键酶活性; 高浓度香豆素抑制生长, 降低 PS II 最大光化学效率、淀粉含量、异柠檬酸脱氢酶 (IDH) 和磷酸果糖激酶 (PFK) 活性。对羟基苯甲酸及其与香豆素的混合溶液在 3 个作用浓度 (0.1、1.0 和 10 mmol · L⁻¹) 下均不同程度地抑制幼苗生长, 降低柠檬酸含量, 促进 PPP 关键酶活性提高。低浓度对羟基苯甲酸对幼苗 PS II 最大光化学效率和呼吸底物含量无影响, 但提高丙酮酸含量、己糖激酶 (HK)、丙酮酸激酶 (PK) 和琥珀酸脱氢酶 (SDH) 活性, 降低 IDH、MDH 活性; 高浓度对羟基苯甲酸使幼苗 PS II 最大光化学效率、呼吸底物和中间产物含量、PFK、PK、IDH、MDH 活性下降, HK 活性提高。

关键词: 东北山樱; 酚类物质; 呼吸; 生长; 关键酶

中图分类号: S 662.5

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 01-0049-08

Effects of Phenolic Compounds on the Growth and Key Enzymes in Respiration of *Cerasus sachalinensis*

Lü De-guo¹, LI Zhi-xia^{1,2}, QIN Si-jun^{1,*}, and MA Huai-yu¹

(¹College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China; ²China Research Institute of Pomology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xingcheng, Liaoning 125100, China)

Abstract: Effects of two phenolic compounds (p-hydroxybenzoic acid and coumarin) on growth and pivotal respiratory indicators were studied using *Cerasus sachalinensis* Kom. seedlings as materials. The results showed that the growth of *C. sachalinensis* seedlings was highly promoted by low concentration of coumarin, and which also enhanced the PS II maximum photochemical efficiency, respiratory substrate content, pyruvate content of metabolic intermediates and MDH activity. However, the key enzyme activities of EMP and PPP were not affected. Coumarin at high concentrations showed inhibitions to seedlings, while brought the PS II maximum photochemical efficiency, starch contents, IDH activities and PFK activities down. p-hydroxybenzoic acid and the mixed solution of the two compounds at the 3 testing concentrations (0.1, 1.0 and 10 mmol · L⁻¹) both restrained seedling growth at certain extent. Contents of citric acid were reduced and key enzyme activities of PPP were improved. The PS II maximum photochemical efficiency and

收稿日期: 2011-07-06; 修回日期: 2011-10-20

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30871688, 30900967); 辽宁省教育厅项目 (2008631)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qinsijun1975@163.com)

respiratory substrate content were not changed by low concentration of p-hydroxybenzoic acid. However, pyruvate content, HK, PK, SDH activities were promoted. On the contrary, IDH, MDH activities were lowered. p-hydroxybenzoic acid at high concentrations showed suppressions on PS II maximum photochemical efficiency, respiratory substrate contents, respiratory intermediates contents, and PFK, PK, IDH, MDH activities, but enhancement on HK activity.

Key words: *Cerasus sachalinensis*; phenolic compounds; respiration; growth; key enzyme

东北山樱 (*Cerasus sachalinensis* Kom.) 原产于中国, 是大连和秦皇岛等甜樱桃产区的主要抗寒砧木资源, 连作或栽植多年后易发生根部病害, 极大地限制了樱桃生产。越来越多的研究表明, 作物连作障碍的发生与酚类等化感物质之间存在相关性 (张淑香和高子勤, 2000; 孙海兵 等, 2011)。许多研究发现, 植物根系分泌物、残体分解物和根际土壤中均存在大量的酚类物质, 对植物生长发育和生理功能产生影响, 显示出广泛的化感效应 (Ruiz & Romero, 2001; Yu et al., 2003; 郭修武 等, 2010; Traversa et al., 2010)。东北山樱根系能够分泌多种酚类物质 (秦嗣军 等, 2008), 不同程度地影响幼苗呼吸速率和呼吸代谢途径 (李志霞 等, 2009)。本试验中在前期研究的基础上, 通过分析酚类物质对东北山樱幼苗生长及呼吸过程中底物、中间产物和酶等关键指标的影响, 试图为解释酚类物质对东北山樱呼吸代谢的作用机理和樱桃园连作障碍提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

试验在沈阳农业大学果树科研基地温室进行。于 2008 年 1 月将催芽后的东北山樱种子播于穴盘中, 1 个月后将具 4、5 片真叶的幼苗移栽至黑色塑料营养钵 ($13\text{ cm} \times 15\text{ cm}$) 中, 精心管理。栽培基质的基本理化性质为: pH (7.18 ± 0.05), 电导率 (139.07 ± 3.84) $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, 有机质 (47.45 ± 0.41) $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 碱解氮 (206.50 ± 10.50) $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效磷 (380.82 ± 15.39) $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效钾 (471.43 ± 2.88) $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

待幼苗长至 15 片叶且根系布满营养钵时, 挑选生长势整齐一致的幼苗于 2008 年 3 月 29 日进行酚溶液处理。所用酚类物质为前期对樱桃根际分泌物研究中已检测到的对羟基苯甲酸 (以 H 表示) 和香豆素 (以 C 表示), 浓度梯度设为 0.1、1.0 和 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 另加二者 3 个浓度同体积混合溶液 (以 H + C 表示), 9 个处理。先将酚类物质用少量乙醇 (乙醇含量不超过 0.2%) 溶解, 再用蒸馏水将其稀释至所需浓度, 对照为相应乙醇含量的蒸馏水, 每株浇灌 50 mL, 每隔 1 d 浇灌 1 次, 共 4 次。处理后 7 d (从第 1 次处理算起) 进行呼吸关键指标的测定, 30 d 后进行形态指标的调查。每个处理设 15 次 (株) 重复。

1.2 相关指标的测定

形态指标测定采用常规测量和计数法; 叶片荧光参数采用英国 Hansatech 公司的 Handy-PEA 测定; 呼吸底物 (糖和淀粉) 含量测定采用蒽酮比色法; 丙酮酸含量测定采用 2,4 - 二硝基苯肼比色法, 按照文树基 (1994) 的方法进行; 柠檬酸含量测定采用酶促反应比色法, 按照王伟 (2008) 的方法进行; 呼吸关键酶活性测定参照 Ling 等 (1996) 的方法。各重复 3 次。

试验数据采用 DPS 7.05 软件进行统计分析, 数据显著性差异运用 Duncan's 新复极差法进行多重比较 ($P < 0.05$), EXCEL 软件作图。

2 结果与分析

2.1 酚类物质对东北山樱幼苗生长发育的影响

如表 1 所示，香豆素 0.1 mmol · L⁻¹ 浓度处理显著提高了东北山樱 30 d 龄幼苗的株高、茎粗、发根数、茎叶和根的生物量，分别比对照提高 15.92%、23.33%、25.64%、27.33%和 17.89%；高浓度（10 mmol · L⁻¹）处理显著抑制了茎粗、发根数和根生物量，对株高、根长和茎叶生物量的影响不显著；1.0 mmol · L⁻¹ 处理较对照显著提高了幼苗的细根发生数量，对其他指标无显著影响。对羟基苯甲酸低浓度处理对幼苗各生长指标均不产生促进作用，对株高和发根数显示抑制效果；10 mmol · L⁻¹ 高浓度处理除对单条根系伸长有促进作用外，对其余 5 项指标均显著抑制，对发根数的抑制作用最为显著；1.0 mmol · L⁻¹ 浓度处理较对照显著降低了株高、细根发生数、茎叶生物量和根生物量，其中对细根发生数的效应介于低、高浓度处理之间，而株高和茎叶生物量处理间无差异。对羟基苯甲酸和香豆素溶液混合后，低浓度下促进单条根系的伸长，抑制发根数和株高，高浓度下抑制幼苗生长。可见，香豆素对部分指标显示低促高抑的作用效果，而对羟基苯甲酸和二者混合溶液在 0.1 mmol · L⁻¹ 的低浓度下即表现出抑制幼苗生长，无促进作用。

表 1 酚类物质处理后东北山樱幼苗形态指标的变化
Table 1 Morphological changes of the *C. sachalinensis* seedlings treated by phenolic compounds

处理/(mmol · L ⁻¹)	株高/cm	茎粗/cm	根长/cm	细根发根数	茎叶生物量/g	根生物量/g
Treatment	Seedling height	Stem diameter	Root length	Number of rootlet	Growth of shoot	Growth of root
对照 Control	13.57 ± 1.14 b	0.30 ± 0.03 b	12.47 ± 1.40 bc	78.00 ± 5.29 b	3.11 ± 0.26 b	2.18 ± 0.03 b
0.1 H	10.70 ± 0.62 c	0.30 ± 0.02 b	12.30 ± 1.97 bc	55.00 ± 4.36 c	2.78 ± 0.04 bcd	2.19 ± 0.17 b
0.1 C	15.73 ± 1.65 a	0.37 ± 0.03 a	15.07 ± 2.38 ab	98.00 ± 6.11 a	3.96 ± 0.48 a	2.57 ± 0.16 a
0.1 (H + C)	9.97 ± 1.40 cd	0.26 ± 0.01 bc	16.20 ± 0.69 a	29.00 ± 2.08 de	2.65 ± 0.51 bcd	2.13 ± 0.08 b
1.0 H	10.53 ± 1.48 c	0.29 ± 0.03 b	13.60 ± 1.39 ab	34.00 ± 7.57 d	2.35 ± 0.18 de	1.78 ± 0.04 c
1.0 C	13.40 ± 0.87 b	0.29 ± 0.02 b	12.23 ± 1.35 bc	99.00 ± 11.79 a	3.02 ± 0.40 bc	2.12 ± 0.13 b
1.0 (H + C)	8.90 ± 1.41 cd	0.25 ± 0.01 cd	13.97 ± 2.89 ab	22.00 ± 2.31 ef	2.00 ± 0.42 ef	1.82 ± 0.12 c
10 H	8.57 ± 1.22 cd	0.21 ± 0.01 d	15.77 ± 1.17 a	18.00 ± 1.53 fg	2.42 ± 0.25 cde	1.63 ± 0.10 c
10 C	13.27 ± 0.32 b	0.23 ± 0.03 cd	9.53 ± 1.29 c	55.00 ± 4.36 c	2.74 ± 0.16 bcd	1.68 ± 0.14 c
10 (H + C)	8.10 ± 1.15 d	0.23 ± 0.02 cd	12.33 ± 0.59 bc	9.00 ± 1.53 g	1.65 ± 0.28 f	1.79 ± 0.14 c

注：H，对羟基苯甲酸；C，香豆素。
Note: H, p-hydroxybenzoic acid; C, coumarin.

2.2 叶绿素荧光参数

酚类物质对东北山樱幼苗 F_v/F_m 的影响如图 1 所示。

不同浓度对羟基苯甲酸和香豆素处理后叶片 F_v/F_m 的变化不同,0.1 和 1.0 mmol · L⁻¹ 香豆素处理的叶片 F_v/F_m 保持最高,对羟基苯甲酸、二者混合溶液和高浓度的香豆素处理均使 F_v/F_m 显著下降,且随着浓度的增加,下降幅度增大。

可见，高浓度酚类物质处理使东北山樱幼苗叶片受到光抑制胁迫,对 PS II 反应中心造成了破坏。

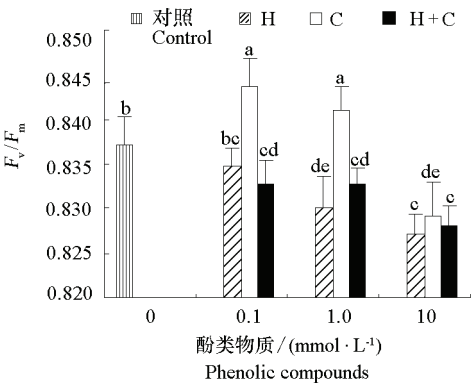


图 1 对羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理后东北山樱幼苗 PS II 最大光化学效率的变化
Fig. 1 F_v/F_m changes of *C. sachalinensis* seedlings treated by p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C)

2.3 呼吸代谢底物

如图 2 所示, 东北山樱幼苗根系中淀粉含量均高于可溶性糖, 可溶性糖含量仅 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的香豆素处理和 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的混合溶液处理分别比对照升高 78.97% 和降低 41.92%, 其他处理均与对照无显著差异。酚类物质处理对淀粉含量的影响较糖更为明显, 0.1 和 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的香豆素处理显著提高淀粉含量, 升高幅度分别为 31.48% 和 17.06%; $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的对羟基苯甲酸处理无显著变化; 其余处理均使淀粉含量显著降低。可见, 9 种处理中仅低浓度香豆素对呼吸底物含量有促进作用, 其他处理显示抑制作用或作用不明显。

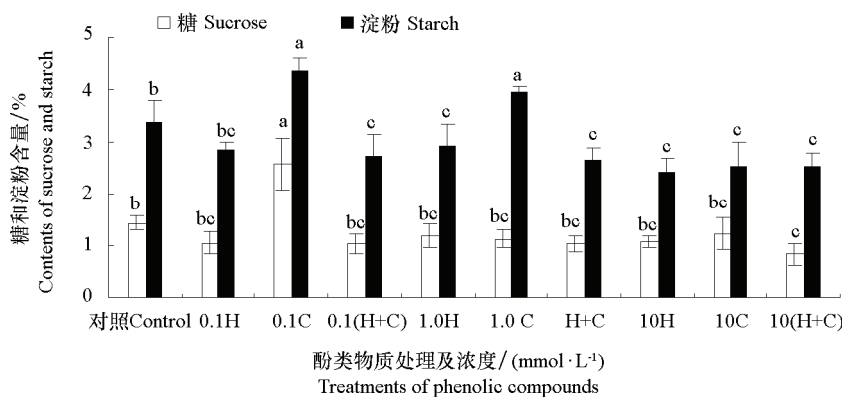


图 2 对羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理后东北山樱幼苗根系呼吸底物含量的变化
Fig. 2 Changes of respiratory substrates of *C. sachalinensis* roots treated by p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C)

2.4 呼吸代谢中间产物

对羟基苯甲酸 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度处理使根系中丙酮酸含量提高 96.59%, 柠檬酸含量降低 29.46%; 1.0 和 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下则使丙酮酸和柠檬酸含量均显著下降 (图 3)。香豆素除 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理使丙酮酸含量显著提高外, 其余浓度处理下均与对照无显著差异。可见, 低浓度对羟基苯甲酸和香豆素处理提高丙酮酸含量, 高浓度对羟基苯甲酸处理造成呼吸中间产物减少。

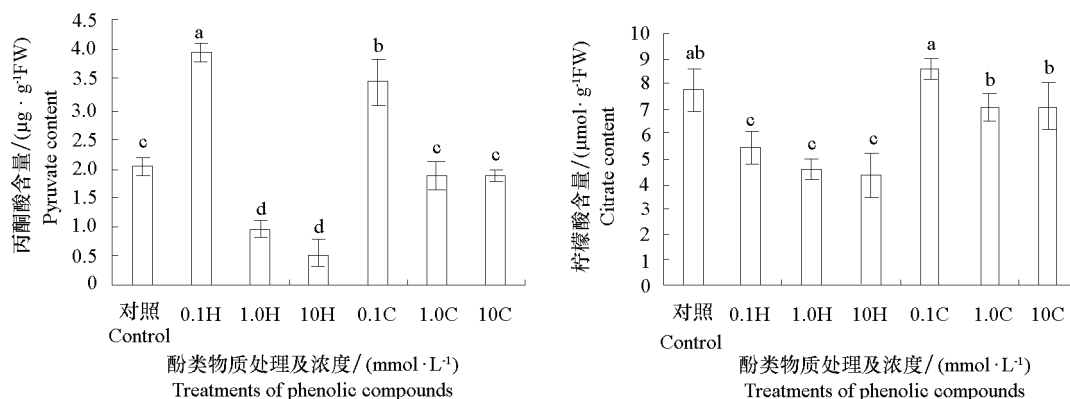


图 3 对羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理对东北山樱幼苗根系呼吸代谢中间产物的影响
Fig. 3 Effects of p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C) on respiratory metabolic intermediates of *C. sachalinensis* seedlings under different concentrations

2.5 呼吸代谢关键酶

对羟基苯甲酸和香豆素处理后，东北山樱幼苗根系呼吸的关键酶活性发生不同变化。由图 4 可知，对照幼苗呼吸的 EMP 关键酶以 PK 活性最高，HK 活性最低。3 个浓度的对羟基苯甲酸处理使 HK 活性均显著升高，分别比对照提高 81.25%、37.50%和 31.25%；0.1 mmol · L⁻¹ 低浓度下还能显著提高 PK 的表达，但 1.0 和 10 mmol · L⁻¹ 浓度处理使 PFK 和 PK 活性均显著降低。香豆素处理仅在 10 mmol · L⁻¹ 高浓度下降低了 PFK 活性，其余处理均与对照无显著差异。

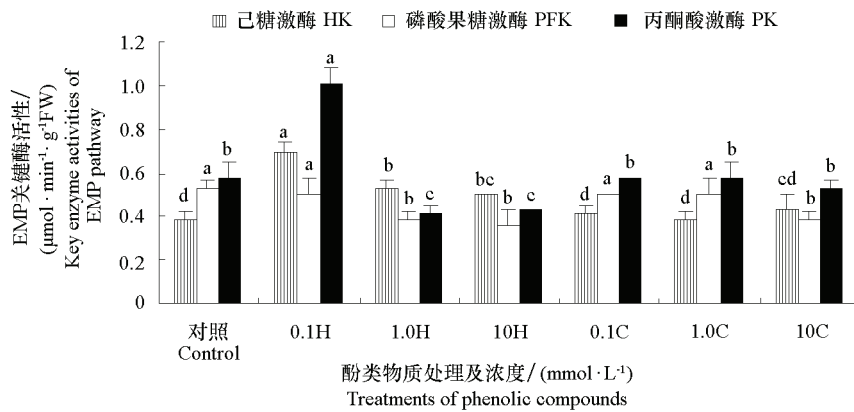


图 4 羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理后东北山樱幼苗根系糖酵解途径关键酶活性的变化

Fig. 4 Key enzyme activities of EMP pathway in *C. sachalinensis* seedling roots treated by p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C) under different concentrations

TCA 运行比例主要由 MDH 活性来调控，见图 5。香豆素处理后，尽管所有处理的 IDH 活性均比对照显著降低，但 MDH 的高活性使其占绝对优势。对羟基苯甲酸处理后，MDH 活性受到显著抑制，浓度越大抑制作用越明显，分别比对照降低 32.43%、43.24%和 54.05%，且 MDH 与 IDH 活性累积降低调控 TCA 比例的下降。SDH 活性仅低浓度对羟基苯甲酸处理后有所提高，其余处理均无明显变化，其在决定 TCA 运行方向中不起主要调控作用。

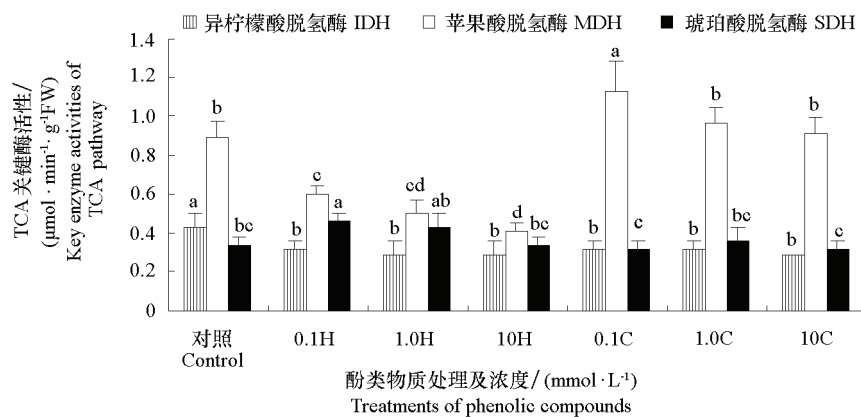


图 5 不同浓度对羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理后东北山樱幼苗根系三羧酸循环关键酶活性的变化

Fig. 5 Key enzyme activities of TCA pathway in *C. sachalinensis* seedling roots treated by p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C) under different concentrations

如图 6 所示，在调控 PPP 途径中葡萄糖 - 6 - 磷酸脱氢酶 (G-6-PDH) 的活性较高；3 个浓度的对羟基苯甲酸处理后，G-6-PDH 与 6 - 磷酸 - 葡萄糖酸脱氢酶 (6-G-PDH) 活性均显著上升，分别比对照提高 68.18%、81.82%、77.27%和 44.44%、38.89%、33.33%，二者共同启动 PPP 的大量运行；

不同浓度香豆素处理后, PPP 关键酶活性无显著变化, 均保持与对照接近的正常水平, 这表明 G-6-PDH 和 6-G-PDH 活性表达对香豆素处理反应不敏感。

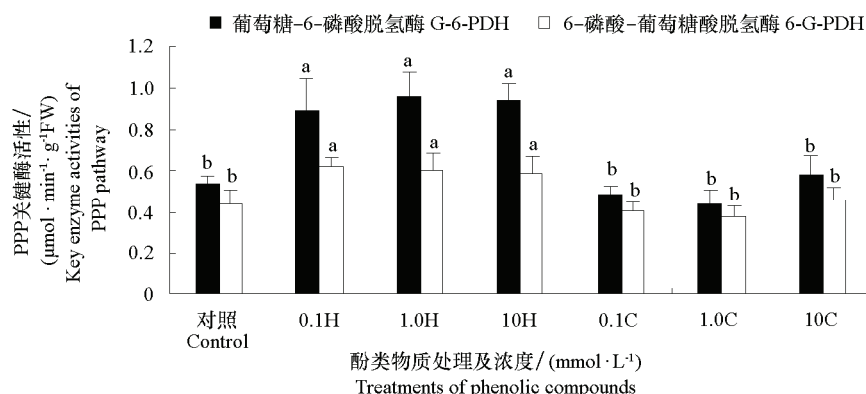


图 6 对羟基苯甲酸 (H) 和香豆素 (C) 处理后东北山樱幼苗根系磷酸戊糖途径关键酶活性的变化

Fig. 6 Key enzyme activities of PPP pathway in *C. sachalinensis* seedling roots treated by p-hydroxybenzoic acid (H) and coumarin (C) under different concentrations

3 讨论

酚类物质的化感作用极为广泛, 无论从细胞水平还是分子水平上, 均可对植物产生影响, 如影响细胞膜透性 (Baziramakenga et al., 1995), 抑制根系细胞组织分化 (Kaur et al., 2005), 干扰酶活性 (Orji & Ogwude, 2009), 影响激素、DNA 和 RNA 水平等 (Rice, 1984; Sestili et al., 2002)。酚类物质对植物生长影响的报道大多为抑制作用 (Kaur et al., 2005; Zanardo et al., 2009) 或低促高抑效应 (李培栋 等, 2010), 且作用效果随植物种类、酚化合物种类和处理浓度不同而异。Landete 等 (2008) 从橄榄树中分离到了 9 种酚类物质, 发现在原浓度处理下并不显示化感作用, 将处理浓度加大 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上即抑制试验品种生长, 且不同酚类物质的作用活性不同。本研究中两种酚类物质化感效应的发挥更大程度上取决于物质种类, 香豆素的 3 个浓度大多显示促进作用, 仅 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度对部分敏感指标有抑制, 对羟基苯甲酸则在 3 个处理浓度下均抑制东北山樱生长, 化感作用浓度远小于香豆素。这种差异可能是由于对羟基苯甲酸溶液显酸性, 香豆素溶液不显酸性所致, 因为酚类物质在酸性土壤溶液中更容易表现出化感作用 (张淑香和高子勤, 2000)。

酚类物质影响植物呼吸作用是其化感作用的表现方式之一。Balke (1985) 研究线粒体悬浮液的结果表明, 化感物质影响植物呼吸作用有两种方式, 即抑制线粒体的电子传递和抑制氧化磷酸化过程。Abraham 等 (2003) 也证实化感物质抑制呼吸的作用机理是氧化磷酸化解耦联和阻断电子传递。Einhellig 等 (1993) 报道, 高粱根系分泌物中的主要化感物质高粱醌可阻止玉米和大豆叶片线粒体上植物色素 b、c 复合体之间电子的传递。Peñuelas 等 (1996) 指出, 肉桂酸等酚类物质可降低大豆下胚轴氧的消耗, 同时使电子向非细胞色素途径传导。Hejl (1993) 研究表明, 对羟基苯甲酸能够加速烟草叶片中还原型辅酶 I (NADH) 的氧化, 化感物质对植物线粒体新陈代谢的抑制是化感作用重要的机理之一。李志霞等 (2009) 研究发现, 对羟基苯甲酸和香豆素影响东北山樱幼苗呼吸速率, 表现为低促高抑的双重作用趋势; 叶片和根系基础呼吸途径的分配及呼吸链中的电子传递方向取决于酚化化合物的浓度, 低浓度处理不改变呼吸途径而高浓度处理使细胞色素途径 (CP) 向交替途径 (AP) 转化。本试验中发现酚类物质影响呼吸关键酶活性, 如 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 对羟基苯甲酸处理显著提高了 EMP 关键酶中 HK 和 PK 活性, 而 1.0 和 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理虽提高 HK 活性但降低了 PFK 和 PK 活性。香豆素处理在 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 高浓度下降低 PFK 活性, 其余处理均与对照无显著差异。

这与作者前期在酚类物质对东北山樱幼苗呼吸途径运行比例方面的研究结果相吻合。同理, 对羟基苯甲酸处理后, MDH 活性受到显著抑制, 且 MDH 与 IDH 活性累积降低调控 TCA 比例的下降, 因此对羟基苯甲酸处理的 TCA 运行比例减少; 香豆素处理的 TCA 关键酶活性变化趋势与对照基本一致, 故仍以 TCA 为主导途径。王忠(2000)指出, 植物的呼吸作用实质上是细胞内的有机物在一系列酶的作用下逐步氧化分解同时释放能量的过程。因此推断, 酚类物质处理后东北山樱幼苗呼吸速率和呼吸途径的改变可能缘于呼吸关键酶活性的变化。

植物体内有机酸的代谢反应主要发生于三羧酸循环中, 因此 TCA 中相关酶活性直接调控有机酸的代谢, 苹果酸脱氢酶在其中起了非常重要的作用(Douce & Neuburger, 1989)。Abenavoli 等(2003)发现, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 香豆素处理抑制悬浮培养体系中胡萝卜对葡萄糖和果糖的利用, 不影响蔗糖的利用, 同时引起细胞内游离氨基酸和铵的积累。本研究中低浓度香豆素显著提高了呼吸底物可溶性糖、淀粉及呼吸代谢中间产物丙酮酸含量, 而对羟基苯甲酸处理对呼吸底物无影响, 但提高了丙酮酸含量降低了柠檬酸含量, 可能是苹果酸脱氢酶起关键作用。目前关于酚类物质对呼吸关键酶的影响仅 Abenavoli 等(2003)有过报道, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 香豆素处理激活了 GS、GDH 和 G-6-PDH 活性, 抑制了 MDH 活性, 预示着植物受到胁迫, 启动了抗氧化系统。本研究中对羟基苯甲酸处理后, G-6-PDH 和 6-G-PDH 活性均升高, 且伴随着 PPP 比例的增加, 进一步证实了这个观点。一般认为酚类物质的作用位点可能在膜上(Einhellig, 1995), 呼吸酶也在膜上分布。因此, 酚类物质对东北山樱呼吸代谢的影响最初可能是对膜起作用, 通过改变膜透性影响酶活性水平, 然后对呼吸中间产物和底物等进行调控来影响呼吸途径和呼吸速率, 最后表现为对植株生长产生影响。酚类物质多具有化感作用, 其对植物根系呼吸作用影响方面的相关研究还较少, 目前处于探索和起步阶段, 今后应结合果树生产中再植障碍等问题深入研究其调控机制, 以期制定合理的管理措施指导果树生产。

References

- Abenavoli M R, Sorbonà A, Sidari M, Badianib M, Fuggi A. 2003. Coumarin inhibits the growth of carrot (*Daucus carota* L. cv. Saint Valery) cells in suspension culture. *Journal of Plant Physiology*, 160: 227 - 237.
- Abraham D, Francischini A C, Pergo E M, Kelmer-Brachta A M, Ishii-Iwamoto E L. 2003. Effects of α -pinene on the mitochondrial respiration of maize seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 41: 985 - 991.
- Balke N E. 1985. Effects of allelochemicals on mineral uptake and associated physiological processes. The chemistry of allelopathy. American Chemical Society, 268: 161 - 177.
- Baziramakenga R, Leroux G D, Simard R R. 1995. Effects of benzoic and cinnamic acids on membrane permeability of soybean roots. *Journal of Chemical Ecology*, 21: 1271 - 1285.
- Douce R, Neuburger M. 1989. The uniqueness of plant mitochondria. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 371 - 414.
- Einhellig F A. 1995. Mechanism of action of allelochemicals in allelopathy // Inderjit, Dakshini K M M, Einhellig F A. *Allelopathy: Organisms, processes and applications*, Series 582. Washington D C: American Chemical Society Symposium: 96 - 116.
- Einhellig F A, Rasmussen J A, Hejl A M, Souza I F. 1993. Effects of root exudates sorgoleone on photosynthesis. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 369 - 375.
- Guo Xiu-wu, Li Kun, Sun Ying-ni, Zhang Li-heng, Hu Xi-xi, Xie Hong-gang. 2010. Allelopathic effects and identification of allelochemicals in grape root exudates. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (6): 861 - 868. (in Chinese)
- 郭修武, 李 坤, 孙英妮, 张立恒, 胡禧熙, 谢洪刚. 2010. 葡萄根系分泌物的化感效应及化感物质的分离鉴定. *园艺学报*, 37 (6): 861 - 868.
- Hejl A M, Einhellig F A, Rasmussen J A. 1993. Effects of juglone on growth, photosynthesis, and respiration. *Journal of Chemical Ecology*, 19: 559 - 568.
- Kaur H, Inderjit, Kaushik S. 2005. Cellular evidence of allelopathic interference of benzoic acid to mustard (*Brassica juncea* L.) seedling growth.

- Plant Physiology and Biochemistry, 43: 77 – 81.
- Landete J M, Curiel J A, Rodríguez H, de Las R B, Munoz R. 2008. Study of the inhibitory activity of phenolic compounds found in olive products and their degradation by *Lactobacillus plantarum* strains. Food Chemistry, 107: 320 – 326.
- Li Pei-dong, Wang Xing-xiang, Li Yi-lin, Wang Hong-wei, Liang Fei-yan, Dai Chuan-chao. 2010. The contents of phenolic acids in continuous cropping peanut and their allelopathy. Acta Ecologica Sinica, 30 (8): 2128 – 2134. (in Chinese)
- 李培栋, 王兴祥, 李奕林, 王宏伟, 梁飞燕, 戴传超. 2010. 连作花生土壤中酚酸类物质的检测及其对花生的化感作用. 生态学报, 30 (8): 2128 – 2134.
- Li Zhi-xia, Qin Si-jun, Gao He, Lü De-guo, Ma Huai-yu. 2009. Effects of adding phenolic compounds on respiratory metabolisms of *Cerasus sachalinensis* Kom. seedlings. Acta Horticulturae Sinica, 36 (10): 1417 – 1424. (in Chinese)
- 李志霞, 秦嗣军, 高 鹤, 吕德国, 马怀宇. 2009. 根施酚类物质对东北山樱幼苗呼吸代谢的影响. 园艺学报, 36 (10): 1417 – 1424.
- Ling K H, Paetkau V, Marcus F, Lardy H A. 1996. Phosphofructokinase from skeletal muscles // Wood W A. Methods in enzymology. New York: Academic Press: 425 – 429.
- Orji J C, Ogwude D. 2009. Effects of phenolic compounds on periplasmic nitrate reductase and dehydrogenase enzymes of *Escherichia* sp. Nigerian Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 24 (2): 11 – 16.
- Peñuelas J, Ribas-Carbo M, Giles L. 1996. Effects of allelochemicals on plant respiration and oxygen isotope fractionation by the alternative oxidase. Journal of Chemical Ecology, 22 (4): 801 – 805.
- Qin Si-jun, Lü De-guo, Zhao De-ying, Liu Guo-cheng. 2008. Phenolic acids and allelopathic effects of *Cerasus sachalinensis* Kom. root exudates. Journal of Shenyang Agricultural University, 39 (2): 156 – 160. (in Chinese)
- 秦嗣军, 吕德国, 赵德英, 刘国成. 2008. 本溪山樱桃根系酚酸类分泌物及其化感效应研究. 沈阳农业大学学报, 39 (2): 156 – 160.
- Rice E L. 1984. Allelopathy. 2nd edn. New York: Academic Press.
- Ruiz J M, Romero L. 2001. Bioactivity of the phenolic compounds in higher plants. Studies in Natural Products Chemistry, 25: 651 – 681.
- Sestili P, Diamantini G, Bedini A, Cerioni L, Tommasini I, Tarzia G, Cantoni O. 2002. Plant-derived phenolic compounds prevent the DNA single-strand breakage and cytotoxicity induced by tert-butylhydroperoxide via an iron-chelating mechanism. Biochemical Journal, 364: 121 – 128.
- Sun Hai-bing, Mao Zhi-quan, Zhu Shu-hua. 2011. Changes of phenolic acids in the soil of replanted apple orchards surrounding Bohai Gulf. Acta Ecologica Sinica, 31 (1): 90 – 97. (in Chinese)
- 孙海兵, 毛志泉, 朱树华. 2011. 环渤海湾地区连作苹果园土壤中酚酸类物质变化. 生态学报, 31 (1): 90 – 97.
- Traversa A, Loffredo E, Gattullo C E, Senesi N. 2010. Water-extractable organic matter of different composts: A comparative study of properties and allelochemical effects on horticultural plants. Geoderma, 156: 287 – 292.
- Wang Wei. 2008. Effect of plant hormone and aluminum on organic acid metabolism and secretion in wheat root species [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 王 伟. 2008. 植物激素及铝对小麦根尖有机酸代谢与分泌的影响[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Wang Zhong. 2000. Plant physiology. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 王 忠. 2000. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社.
- Wen Shu-ji. 1994. Fundamental biochemistry experiment guidance. Xi'an: Science and Technology Press of Shaanxi. (in Chinese)
- 文树基. 1994. 基础生物化学试验指导. 西安: 陕西科学技术出版社.
- Yu Jing-quan, Ye Su-feng, Zhang Ming-fang, Hu Wen-hai. 2003. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber. Biochemical Systematics and Ecology, 31 (2): 129 – 139.
- Zanardo D I L, Lima R B, Ferrarese M L L. 2009. Soybean root growth inhibition and lignification induced by p-coumaric acid. Environmental and Experimental Botany, 66: 25 – 30.
- Zhang Shu-xiang, Gao Zi-qin. 2000. Continuous cropping obstacle and rhizospheric microecology II. Root exudates and phenolic acids. Chinese Journal of Applied Ecology, 11 (1): 152 – 156. (in Chinese)
- 张淑香, 高子勤. 2000. 连作障碍与根际微生态研究 II. 根系分泌物与酚酸物质. 应用生态学报, 11 (1): 152 – 156.